5063

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN
DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR
L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

EXTRAIT

ÉVOLUTION DE L'AILE CHEZ LES FOURMIS *CREMATOGASTER (MYRMICINAE)* D'AFRIQUE

Par BERNADETTE DELAGE-DARCHEN
Station biologique, F 24620 Les Eyzies.

Volume 20 — N° 3 — 1973

MASSON & Cie, ÉDITEURS
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 75006 PARIS

5069

Insectes Sociaux, Paris.
1973. Vol. *20*, n° 3, pp. 221-242.

ÉVOLUTION DE L'AILE CHEZ LES FOURMIS *CREMATOGASTER (MYRMICINAE)* D'AFRIQUE

Par BERNADETTE DELAGE-DARCHEN
Station biologique, F 24620 Les Eyzies.

RÉSUMÉ

Dans ce travail nous étudions les variations de la nervation alaire des Fourmis *Crematogaster* d'Afrique. Après avoir rappelé le schéma général de l'évolution de l'aile des Fourmis tel que l'ont établi BROWN et NUTTING en 1950, nous donnons la description de l'aspect de l'aile chez les 6 sous-genres de *Crematogaster* que nous avons pu récolter en Afrique tropicale (Côte-d'Ivoire, Haute-Volta) et équatoriale (Gabon). Nous étudions successivement les sous-genres *Sphærocrema, Crematogaster* s. str., *Decacrema, Nematocrema, Atopogyne* et *Oxygyne*. La nervation des ailes de ces Fourmis relève bien d'un même schéma général, mais on peut noter des différences appréciables, sur certains individus, en observant un nombre suffisant d'échantillons. On se rend compte alors que les malformations affectent préférentiellement certaines parties de l'aile. La répartition de ces irrégularités n'est pas quelconque et l'on peut grâce à elles scinder les 6 sous-genres de *Crematogaster* étudiés en 2 groupes. Dans le premier, comprenant *Sphærocrema, Crematogaster* s. str., *Decacrema,* les malformations se manifestent surtout à la partie proximale de l'aile. Dans le deuxième groupe, comprenant *Nematocrema, Atopogyne* et *Oxygyne,* on les rencontre, au contraire, à la partie distale de l'aile.

La signification de cette variabilité de la nervation est alors discutée. On peut voir, grâce à elle, la récapitulation du schéma évolutif de l'aile des Fourmis en général. Par ailleurs, on essaie de comprendre la nécessité de certaines transformations observées en évoquant la dynamique du vol. Une comparaison avec ce qui a été vu à ce sujet chez *Apis mellifica* permet d'illustrer notre hypothèse.

B

SUMMARY

Evolution of wing venation of african *Crematogaster*.

The venational variability of the african ants of subgenus *Crematogaster* has been studied there. The researches of BROWN and NUTTING (1950) on the general evolution of the ant wing help us to describe the wing pattern of 6 subgenera of *Crematogaster* collected in tropical Africa (the Ivory Coast, and Haute Volta) and in equatorial Africa (Gabon). The subgenera *Sphærocrema, Crematogaster* s. str., *Decacrema, Nematocrema, Atopogyne, Oxygyne* are successively examined. The venational patterns of the forewings are similar among all these subgenera but differences are found out in large samples : some groups show variation in the presence or the absence of vein elements and in the positions of the veins. But these faulty structures are not distributed at random : they affect fixed parts of the wing : thus on account of this phenomenon the 6 studied subgenera are easily divided into 2 groups. While almost all the variations are found in the proximal part of the wing of the first group where *Sphærocrema, Crematogaster* s. str., *Decacrema* are gathered, the malformations of the second one, including *Nematocrema, Atopogyne* and *Oxygyne*, are acted upon the distal part of the wing.

The meaning of these variations is then discussed. And it is note worthy that in the alone subgenus *Crematogaster* we can find again the general evolution of the ant wing depicted by BROWN and NUTTING. We also try to demonstrate that the flight dynamics requires some transformations of the wing venation. Our hypothesis appears to be supported by the last researches on *Apis mellifica*.

Les morphologistes qui ont étudié l'aile des Fourmis sont d'accord sur ce point : c'est un matériel décevant. Suivant les tribus, les genres ou même les espèces on trouve d'importantes différences qui permettent de penser en première analyse que les caractères de la nervation alaire vont être d'une aide efficace pour éclairer certains traits de systématique. Or, très rapidement, lors d'une observation plus détaillée, on s'aperçoit que dans la même espèce, parfois, au sein de la même colonie, on trouve des individus présentant de telles aberrations, une telle variabilité dans la nervation que sur le champ, la validité des caractères morphologiques portés par l'aile est remise en cause. Et pour cela, la morphologie de l'aile n'est pas utilisée dans la systématique des Fourmis. Les raisons qui expliquent cette variabilité de la nervation sont aisées à comprendre : l'aile, chez les Fourmis, a un rôle très secondaire et les pressions de la sélection n'ont qu'un impact limité sur elle. Il n'y a que les mâles et les reines vierges qui ont des ailes et ils les utilisent seulement pendant une très courte période de leur existence, lors du vol nuptial. Après l'accouplement les mâles meurent et les jeunes reines fécondées s'autotomisent leurs ailes, car elles n'en auront plus besoin. Ainsi ces organes du vol, moyens de dissémination de l'espèce sont d'une utilisation vraiment très éphémère et souvent même minime. Leur importance est faible pour la vie générale de la colonie contrairement, par exemple, à ce qu'on voit chez l'Abeille. Chez cette dernière, l'organe de vol est de toute première nécessité, toutes les castes en sont pourvues. Les ouvrières butineuses parcourent journellement de

longues distances et très souvent sont chargées de récoltes, elles ont donc besoin d'un dispositif efficace, parfaitement adapté à sa fonction. Et, de ce fait, on constate que la voilure de ces Insectes est d'une grande régularité. L'aile des Fourmis, avec sa nervation aux traits inconstants, fait penser, lorsqu'on la compare à l'architecture stable d'une aile d'Abeille, à un organe relictuel dont la signification tend à disparaître.

Cependant, malgré ces irrégularités prouvées par l'observation de tant d'espèces, l'analyse de la nervation alaire des Fourmis présente tout de même un certain intérêt. BROWN et NUTTING (1950) ont pu grâce à elle retrouver les grands traits de l'évolution des Fourmis et même apprécier le degré de validité de certains rapprochements phylogéniques. Ces auteurs ont étudié des Fourmis de genres très variés, allant des familles les plus primitives aux familles les plus évoluées, de manière à définir le profil général de l'évolution de l'aile chez les Formicidés. Ici, au contraire, nous allons nous intéresser seulement au genre *Crematogaster.*

Les Insectes que nous étudions sont répandus un peu partout dans le monde, mais plusieurs sous-genres ne sont représentés que sur certains continents. Faute de matériel suffisant, nous nous bornerons simplement aux *Crematogaster* d'Afrique. *Notre propos est de montrer comment on peut, au-delà de l'anarchie apparente, apercevoir ici encore certains traits évolutifs dans l'organisation de l'aile. Après avoir défini le schéma alaire des* Crematogaster, *nous avons recherché sur un très grand nombre d'individus les écarts les plus grands que l'on peut relever par rapport au thème moyen.* Cependant, pour comprendre la signification des faits observés, il est nécessaire de replacer l'aile des *Crematogaster* dans l'arbre généalogique général des *Formicidæ* tel que l'ont décrit BROWN et NUTTING.

I. — Evolution générale de l'aile chez les fourmis d'après les travaux de Brown et Nutting.

Partons, comme les auteurs américains, d'une Fourmi primitive : *Platythyrea* (Ponérine). La figure 1 donne le schéma des différentes nervures et leur nom que l'on peut interpréter ainsi :

a) *Pour les nervures longitudinales :*

R + Sc = fusion de la Radiale et de la Sous-Costale.

Rsf1, 2, 3, 4, Rsf5 = 1°, 2°..., 5°, abscisse libre du secteur radial.

Rs+M = fusion de la Médiane avec la nervure du secteur radial.

M+CuA = fusion de la Médiane et de la Cubitale antérieure.

Mf1, Mf2... = 1°, 2°..., abscisse libre de la Médiane.

CuA = cubitale antérieure.

CuP = cubitale postérieure.

A = Anale (première Anale).

St = ptérostigma.

b) *Pour les nervures transversales :*

1r, 2r = 1°, 2°, radiales.

r-m = radio-médiale.

m-cu = medio-cubitale (première).

cu-a = cubito-anale.

c) *Pour les cellules :*

Mé = cellule médiane.

Di = cellule 1° discoïdale.

Cu = cellule 1° cubitale.

A partir de ce schéma voyons comment ont évolué ces nervures et principalement l'aile antérieure des *Myrmicinæ.*

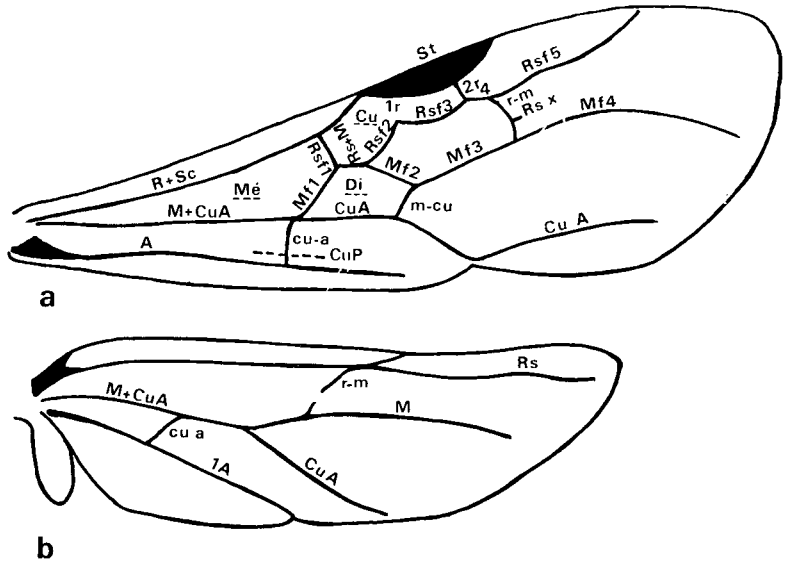


FIG. 1. — Ailes antérieure *(a)* et postérieure *(b)* de *Platythyrea punctata* (Fred Smith) femelle *Ponerinæ*, d'après BROWN et NUTTING, 1950. Pour la signification des abréviations, voir le texte.

a) Les premiers éléments à disparaître sont 1r et Rsx *(Myrmecia,* fig. 2 *a).*

b) Puis, rapidement, on assiste à la lente fusion de Mf1 et CuA de telle sorte que la nervure transversale cu-a n'est plus dans le prolongement de Mf1, mais décalée du côté de la base de l'aile, Mf1 au contraire étant rejetée distalement. Cette disposition est fort ancienne puisqu'on la retrouve chez les Cérapachynées et la plupart des Ponérinées. (Comparer de ce point de vue *Platythyrea* (fig. 1) *Myrmecia* et *Pseudomyrma* (fig. 2 *a* et *b*).

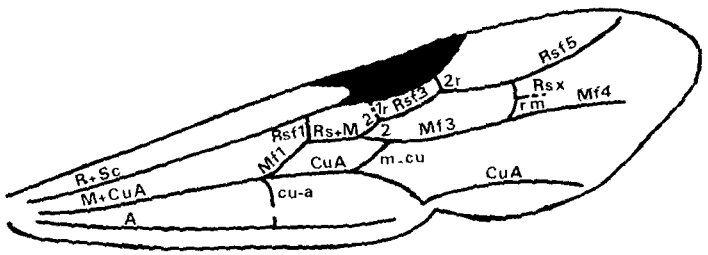
c) Les transformations suivantes vont porter sur le secteur défini par les abscisses Mf2, Mf3, r-m, Rs2, Rs3, Rs4. Cette zone représente la portion la plus instable de l'aile des Fourmis, celle où vont se produire les principales modifications.

On voit tout d'abord la veine Mf2 se contracter, puis disparaître complètement. On peut suivre cette évolution en comparant les schémas de l'aile antérieure de *Pseudomyrma (Pseudomyrmicinæ)* et de *Messor (Myrmicinæ)* par exemple (fig. 2 *b* et *c*).

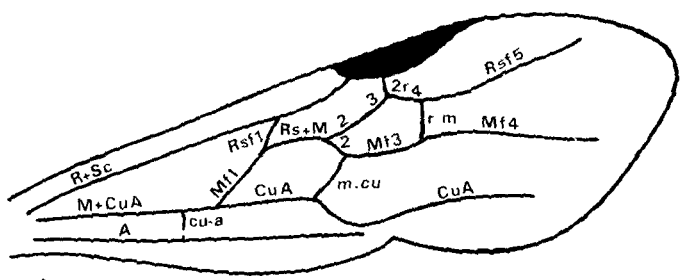
Consécutivement à la perte de Mf2, on assiste à des réajustements dans les veines restantes de ce secteur, aboutissant soit à la fusion de Rsf2 et Rsf3 avec Mf3 (cf. *Aphænogaster*; fig. 2 *e*, fig. 2 *g*) (fusion partielle) soit à la disparition de Rsf2-Rsf3 *(Pogonomyrmex)*, ou bien encore à celle de Mf3. Cette dernière disposition semble plus rare. Chez *Veromessor (Myrmicinæ;* fig. 2 *h*) on pourrait interpréter un bourgeon sur le trajet de Mf4 comme une relique de Mf3.

Par ailleurs, on assiste dans cette même région de l'aile à une autre série de transformations qui portent sur les veines 2r, Rsf4 et r-m. Les veines 2r et r-m ayant une propension à se rapprocher et à s'aligner, cela entraîne généralement la disparition de la petite veine Rsf4 (cf. *Pseudomyrma, Messor;* fig. 2 *b* et 2 *c*).

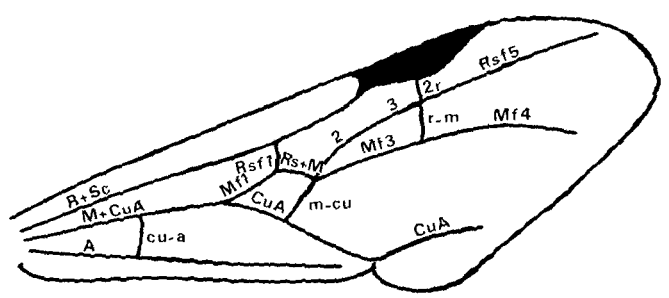
Enfin, la nervure r-m a tendance elle aussi à disparaître en se contractant (cf. *Opis-*



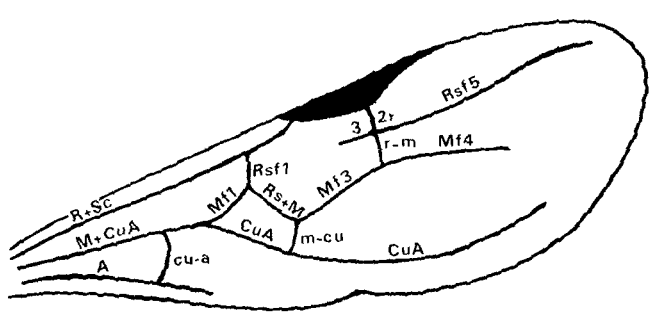
a



b



c



d

FIG. 2 (*a* à *d*).

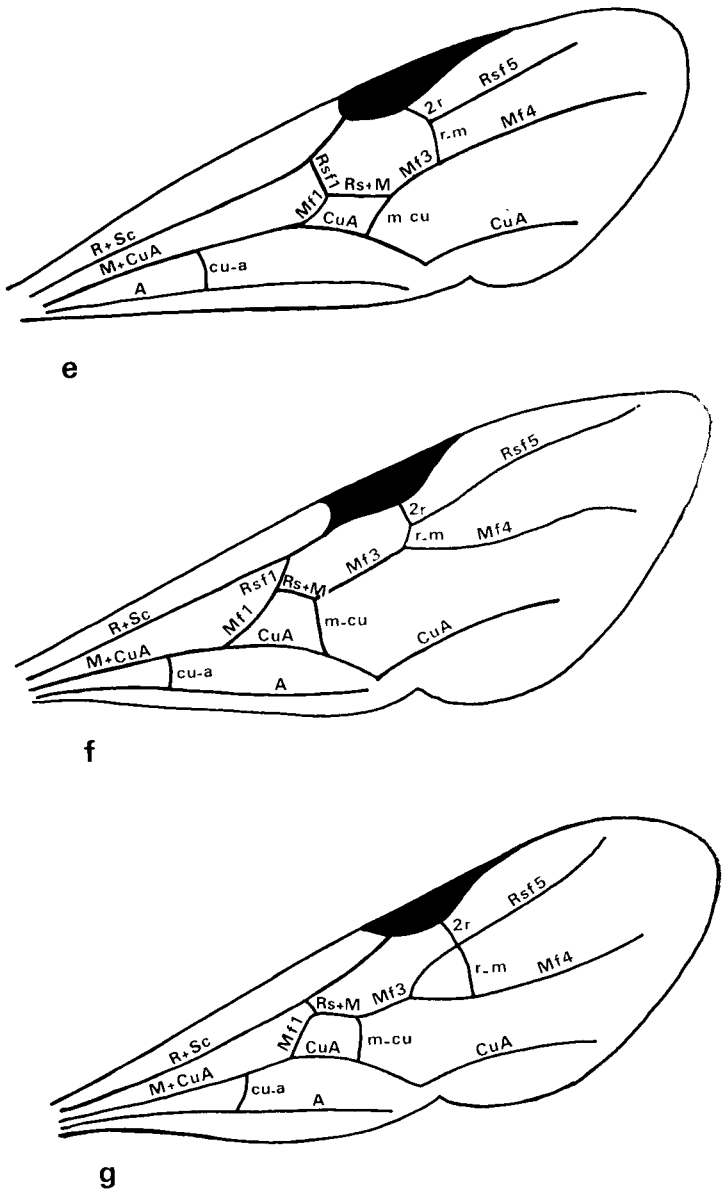


FIG. 2 (*e* à *g*).

thopsis, fig. 2 *k*, et *Lasius*, fig. 2 *l*). Peut-être, dans certains cas, cette nervure s'aligne-t-elle avec Mf3 ? Cette interprétation, dans ce cas, est plus spéculative (cf. *Octostruma*, fig. 2 *j*).

Nous avons choisi, pour rendre compte du schéma évolutif de l'aile des Fourmis, des exemples pris le plus souvent possible chez des *Myrmicinæ*, car c'est principalement ce groupe qui nous intéresse ici. No-

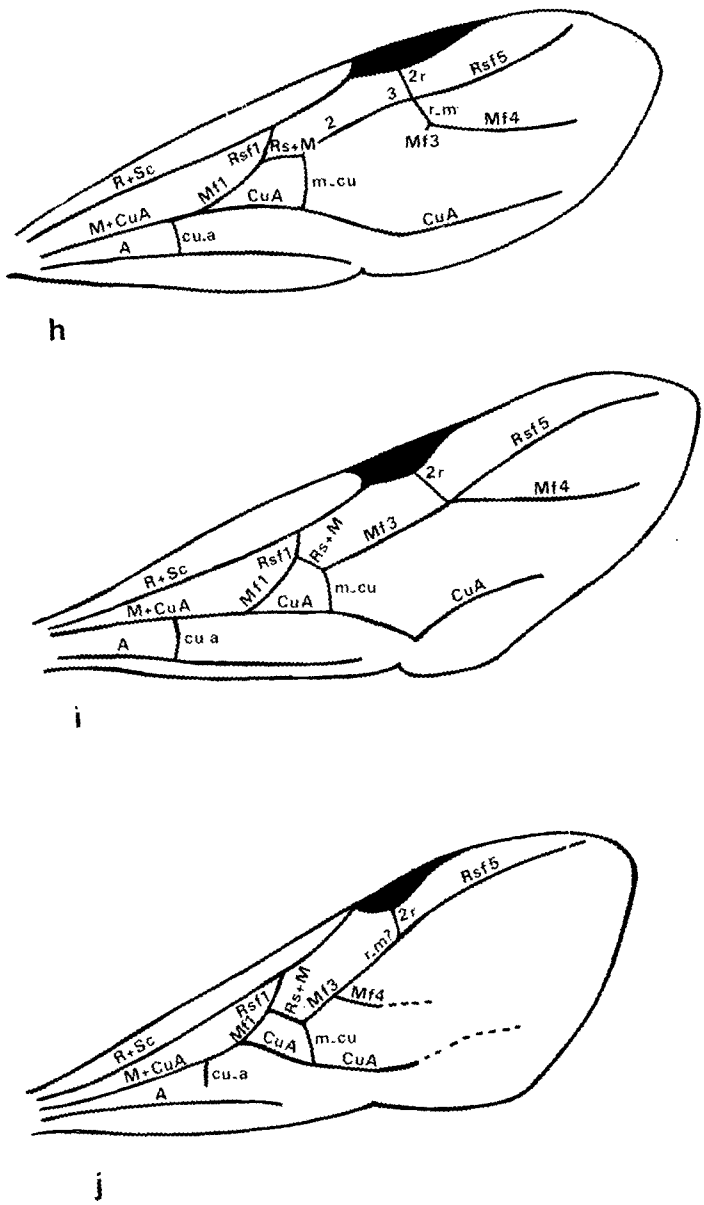


FIG. 2 (*h* à *j*).

tons que, dans cette sous-famille, on peut suivre très bien d'un genre à l'autre certaines des modifications décrites : c'est le cas en particulier des veines Rsf2 et Rsf3. Chez *Aphænogaster* (fig. 2 *g*), ces nervures sont présentes, chez *Messor* (fig. 2 *c*) aussi; toutefois, ici, elles s'affaiblissent et tendent à s'effacer. Il existe souvent, chez *Messor*, une certaine angularité entre Rsf2 et Rsf3, suggérant le départ de 1r, mais cette der-

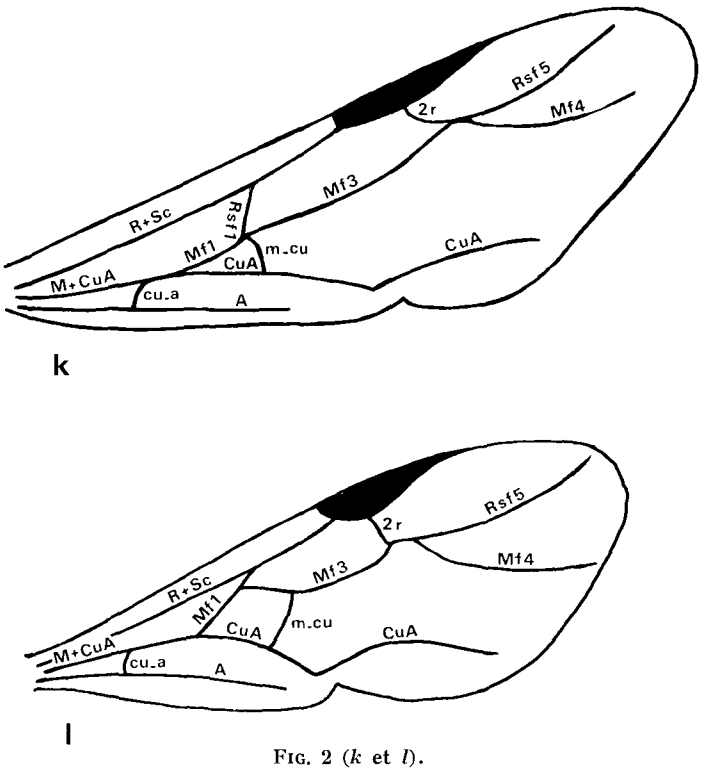


FIG. 2 (*k* et *l*).

FIG. 2. — Ailes antérieures de *a : Myrmecia* sp. ♂, *Ponerinæ*; *b : Pseudomyrma lyncea* (Spinola) ♀ *Pseudomyrminæ; c : Messor barbarus* (Linne) ♀ *Myrmicinæ; d : Myrmica punctiventris* (Roger) ♂ *Myrmicinæ; e : Pogonomyrmex molefaciens* ♀ *Myrmicinæ; f : Tetramorium cæspitum* ♀ *Myrmicinæ; g : Aphænogaster fulva* ♀ *Myrmicinæ; h : Veromessor pergandei* (E. André) ♂ *Myrmicinæ; i : Daceton armigerum* (Latr.) ♀ *Myrmicinæ; j : Octostruma* sp. ♀ *Myrmicinæ; k : Opisthopsis haddoni* (Em.) ♀ *Formicinæ; l : Lasius claviger* ♀ *Formicinæ.*

a, b, c, d, h, i, j et *k* : d'après BROWN et NUTTING, 1950.
e, f, g et *l* : d'après W. M. WHEELER, Ants, 1960.

nière n'est jamais matérialisée. Chez *Myrmica* Rsf2 a disparu, reste seule Rsf3 de telle sorte que cette nervure est libre à l'une de ses extrémités. Chez *Veromessor* (fig. 2 *h*), au contraire, Rsf2 et Rsf3 persistent mais c'est Mf3 qui a disparu. Ainsi, que ce soit par perte des unes ou de l'autre de ces nervures, cela conduit finalement à l'élaboration, sous la portion proximale du *ptérostigma,* d'une seule cellule (au lieu de deux superposées), mais les segments qui la délimitent n'ont pas toujours la même origine. Enfin la nervure r-m est aussi très variable en taille et en position. Chez *Myrmica, Pogonomyrmex, Aphænogaster, Messor* elle est très bien représentée et montre une tendance à se placer dans l'alignement de 2r. En revanche, elle est en voie de disparition chez *Tetramorium* et elle n'existe plus chez *Daceton,* qui de ce fait devient comparable, par exemple, à une *Formicinæ* telle que *Opisthopsis (Camponotinæ).*

II. — L'aile des *Crematogaster.*

Voyons maintenant comment s'établit la nervation alaire dans le genre *Crematogaster (Myrmicinæ).*

Nous avons étudié des Fourmis ♂ et ♀ appartenant aux sous-genres suivants : *Sphærocrema, Crematogaster* s. str., *Decacrema, Nematocrema, Atopogyne, Oxygyne.* Ce matériel provient essentiellement du Gabon et de Côte-d'Ivoire. Il a été récolté à la faveur de missions de recherche du C.N.R.S. dans ces deux pays, RCP 60 à Lamto pour la Côte-d'Ivoire et laboratoire d'écologie équatoriale de Makokou pour le Gabon.

Le type général de la nervation apparente ce genre à *Pogonomyrmex* et *Tetramorium,* c'est-à-dire que nous avons Rsf2 et Rsf3 totalement disparues et r-m fait un angle avec 2r, r-m n'est jamais dans l'alignement de cette dernière nervure. La nervure transverse m-cu est assez oblique, par ailleurs l'abscisse Rs+M est relativement longue, ce qui fait que la cellule délimitée par Mf1, Rs+m, MCu et CuA est assez grande, si on la compare à *Pogonomyrmex* et *Tetramorium* par exemple.

D'un sous-genre à l'autre on retrouve essentiellement les mêmes composantes. Toutefois, l'étude d'un matériel très abondant nous a permis de relever chez certains individus des irrégularités de détail qui sont très significatives maintenant que l'on connaît le schéma général de l'évolution alaire des Fourmis.

Nous avons même recherché systématiquement les animaux présentant dans un échantillon ces irrégularités par rapport au schéma général de nervation. Nous avons pu ainsi établir quels secteurs de l'aile sont principalement affectés et comment se répartissent ces malformations dans les différents sous-genres étudiés.

L'étude de l'aile antérieure des Fourmis est beaucoup plus instructive que celle de l'aile postérieure. Cette dernière, en effet, est relativement réduite et sa nervation très simplifiée. Néanmoins, nous donnerons aussi les schémas des ailes postérieures et nous ferons état des aberrations constatées.

Notons que les nervures des ailes antérieures évoluent indépendamment de leurs homologues des ailes postérieures. Il arrive même que l'on observe des différences entre aile gauche et aile droite d'un même individu, une aberration de nervure n'étant pas accentuée de façon toujours bien symétrique sur le même animal.

Nous avons remarqué que, dans un même sous-genre, les caractéristiques de la nervation sont les mêmes (compte tenu de la variabilité individuelle) quelle que soit l'espèce considérée. Ainsi, lorsque la détermination de l'espèce n'a pas été possible cela reste sans dommage pour notre travail.

A. — Sphærocrema

a) On peut prendre comme exemple général l'aile antérieure d'une femelle de *Sph. striatula* Em. du Gabon. Le dessin à la chambre claire donne une juste idée des proportions des différentes nervures. Nous remarquons (fig. 3) que la cellule limitée par Rsf1, R+Sc, 2r, r-m, Mf3 et Rs+m, ou « première cubitale » *(Cu)* a une forme assez régulière, car *Mf3 et r-m sont de taille à peu près égale.* Notons sur le parcours de Mf1, du côté de la cellule première discoïdale *(Di)* (limitée par Mf1, Rs+M, m-cu et CuA), qu'il y a un léger bourgeonnement de la veine simulant un départ de nervure.

Sur l'aile postérieure nous voyons que la nervure A (anale) est très courte et fortement sclérifiée, la nervure transversale *cu-a* est un simple épaississement, non sclérifié

mais *très net chez tous les individus,* quant à la nervure M (médiane) elle se sépare de M+CuA en formant un angle voisin de 90° et, au niveau du départ de r-m, elle marque une très nette angularité (angle obtus). La nervure r-m est présente et nette elle aussi. Il y a 7 hamuli, le nombre des crochets n'est pas très stable, 7, 8, 9 sont les chiffres les plus souvent comptés.

ouvert, ainsi que le suivant (celui dont le sommet est au départ de r-m). Il résulte de tout cela que le trajet de la nervure Médiane paraît moins cassé, plus sinueux, que chez *striatula,* les nervures r-m et cu-a sont toujours présentes. Ici on compte 11 hamuli.

La même colonie n° 144 nous a montré des mâles qui ont une particularité assez

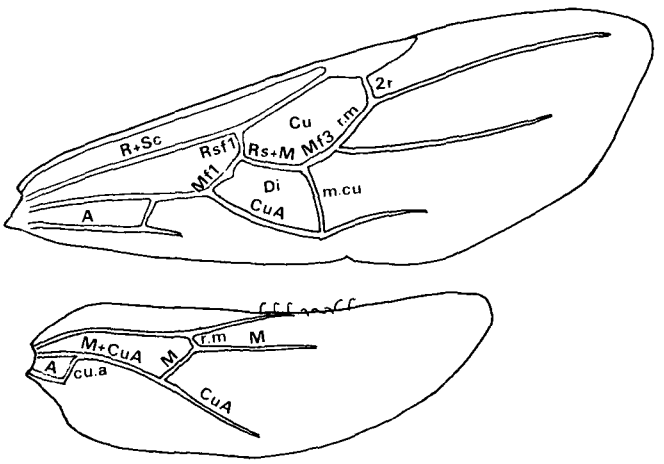


FIG. 3. — *Sphærocrema striatula,* ailes antérieure et postérieure d'une femelle. A l'aile antérieure on remarque : 1° la tendance au recoupement de la cellule première discoïdale *(Di)* à partir d'un bourgeon issu de Mf1 ; 2° la grande longueur de r-m et, au contraire, la faible taille de Mf3. A l'aile postérieure, on note la présence très nette de cu-a et de r-m.

b) Regardons maintenant deux ailes antérieures de femelles de *Sphærocrema* sp., colonie n° 144, provenant de la région de Lamto (Côte-d'Ivoire) (fig. 4 *a* et *b*). Les points remarquables de ces ailes se situent, d'une part, 1° sur le trajet de la nervure m-cu où un départ de nervure tend à couper en deux la cellule première discoïdale *(Di)* et, d'autre part, 2° sur le trajet de la nervure CuA où, là aussi, on remarque le départ d'une petite nervure parallèle à cu-a.

L'aile postérieure (fig. 4 *c*) de ces mêmes Fourmis nous montre un trajet de nervure Médiane M un peu différent de *Sph. striatula.* L'angle M+CuA, M est nettement plus remarquable à l'aile antérieure (fig. 4 *d*). Sur les dessins que nous donnons nous voyons en effet que les nervures Mf1 et cu-a partent de M+CuA en des points très rapprochés, si bien que l'abscisse qui devrait les séparer est pratiquement inexistante, de nombreux mâles de cette colonie présentaient cette disposition. On a trouvé tous les états intermédiaires entre la forme « normale » et cette abscisse pratiquement réduite à un point. Cette aberration n'a jamais été trouvée chez les femelles, ni dans cette colonie, ni dans d'autres échantillons de la même espèce.

Remarquons en passant que la cellule

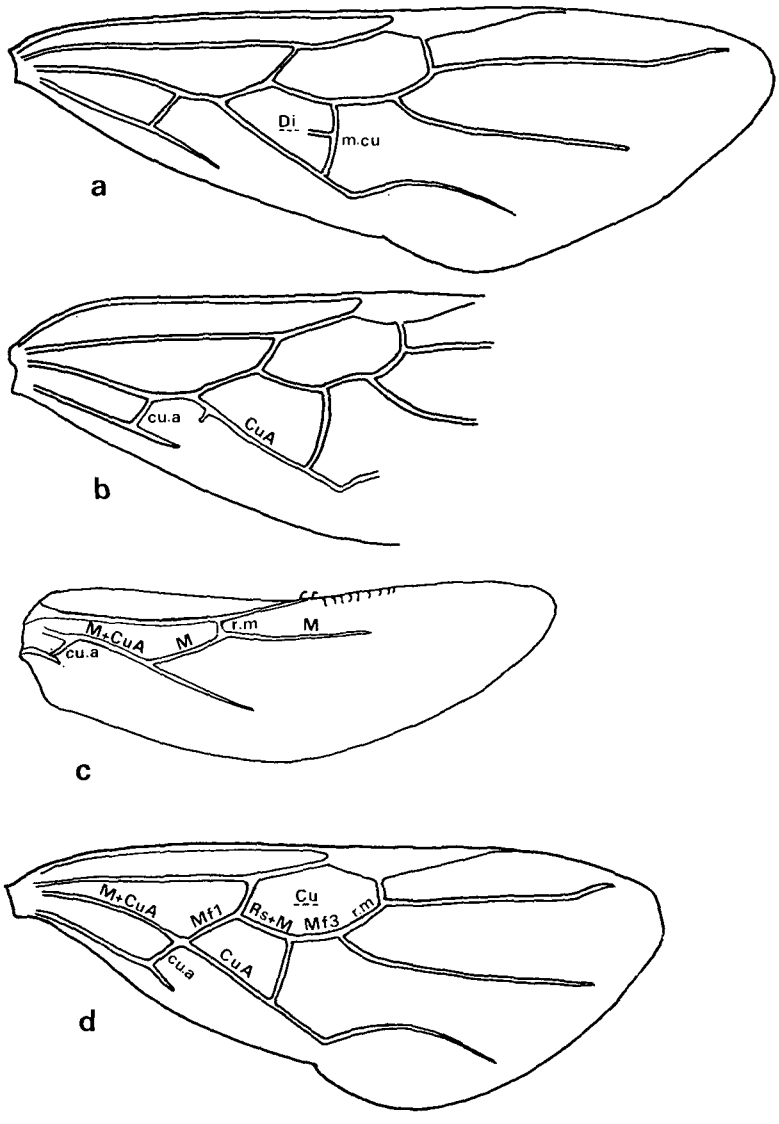


FIG. 4. — *Sphærocrema* sp., colonie n° 144, Côte-d'Ivoire.

a : aile antérieure de femelle, tendance au recoupement de la cellule première discoïdale à partir d'une nervure issue de m-cu.

b : aile antérieure de mâle, une ébauche de nervure venant de CuA se dirige parallèlement à cu-a en direction de la nervure anale.

c : aile postérieure d'une femelle, cu-a et r-m sont présents mais la nervure médiane M a un trajet plus sinueux, moins anguleux que chez l'espèce précédente (fig. 3, *Sphærocrema striatula*).

d : aile antérieure de mâle, noter la forme régulière de la cellule première cubitale *(Cu)* et, surtout, la disparition de l'abscisse sur M+Cu devant séparer la jonction cu-a et Mf1 sur cette nervure. De ce fait, cu-a et Mf1 sont alignées.

cubitale *(Cu)* est régulière car Rs+M, Mf3 et r-m sont presque égales.

c) L'aile antérieure de *Sphærocrema gambiensis* ♂, colonie n° 364 récoltée elle aussi à Lamto (Côte-d'Ivoire), nous montre ce que nous avons déjà vu chez l'espèce précédente, c'est-à-dire qu'un individu (fig. 5 *c*) porte un bourgeon sur la nervure M+CuA, départ d'un segment parallèle à cu-a. Toujours chez *Sph. gambiensis,* on a trouvé aussi une femelle avec un bourgeon sur la nervure Sc. au niveau de la cellule première cubitale (fig. 5 *a*). Chez les 3 individus dessinés il faut noter, en outre, les différentes formes de la cellule première cubitale, parfois elle est très régulière (fig. 5 *b*), d'autres fois, au contraire, la nervure r-m s'allonge nettement au détriment de Mf3 (fig. 5 *c*). Cette disposition est intéressante à observer, car nous verrons plus loin une disposition exactement inverse chez d'autres espèces. Pour finir, remarquons enfin (fig. 5 *b*) que la branche de M+CuA, qui sépare Mf1 de cu-a, est relativement courte, et les empâtements au niveau des embranchements Mf1 et cu-a accentuent encore l'impression que cette portion de nervure tend à perdre son individualité.

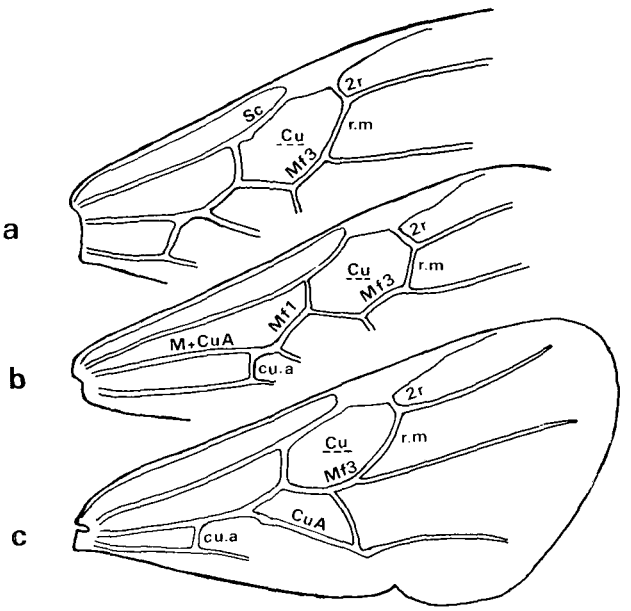


FIG. 5.

Sphærocrema gambiensis E. André. Ailes antérieures de mâles, noter la régularité de la cellule première cubitale *(Cu)*, la tendance à l'allongement de r-m au détriment de Mf3 (fig. 5 *c*), le bourgeonnement de certaines nervures : Sc (fig. 5 *a*), CuA (fig. 5 *c*).

B. — CREMATOGASTER s. str.

Le matériel abondant et varié que nous avons étudié ne nous a pas montré d'aberrations particulières (fig. 6).

La cellule première cubitale ressemble assez bien à celle de *Sphærocrema,* car *r-m reste relativement développée.* Dans une colonie de *Crematogaster* sp. provenant de tiges de Karité près de Sindou (Sud de la Haute-Volta), nous avons trouvé des femelles présentant un bourgeon sur Mf1, tendant à recouper la cellule médiane *(Mé)* (délimitée par R+Sc, Rsf1, Mf1, et M+CuA).

A l'aile postérieure de ces mêmes Fourmis on note une nervure cu-a toujours bien nette, quoique non sclérifiée, et une nervure Médiane qui, dans certains cas, s'accole à R+Sc en faisant disparaître r-m.

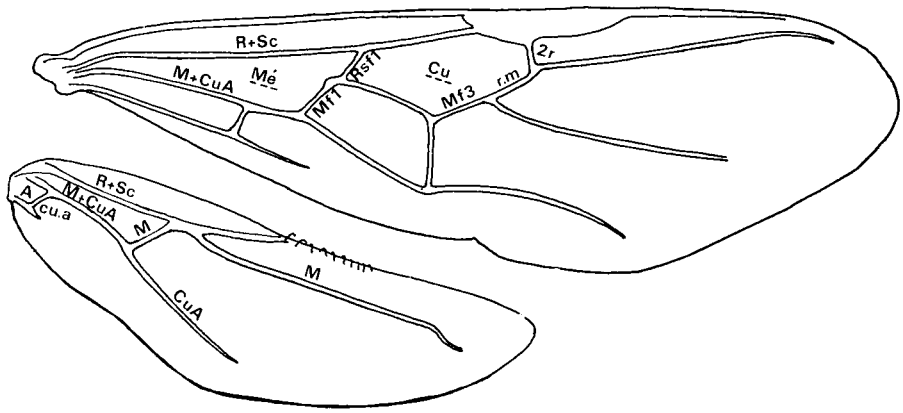


FIG. 6. — Ailes de *Crematogaster* s. str. sp. femelle; à l'aile antérieure, remarquer le bourgeonnement de Mf1 en direction de la cellule médiane *(Mé)* et la régularité de la cellule première cubitale *(Cu)*.

A l'aile postérieure la nervure r-m a disparu, entraînant la coalescence de R+Sc et M sur une petite partie de leur parcours.

C. — DECACREMA

Les espèces de ce sous-genre que nous avons récoltées sont toutes très petites. Les mâles et les femelles sont eux aussi de faible taille, il en résulte que leurs ailes ont des nervures peu sclérifiées et seulement sur une partie de leur parcours. Corrélativement à cette diminution de taille de l'animal, on voit la pilosité des ailes se développer, comme cela est le cas chez les tout petits insectes qui volent. L'accroissement de la pilosité se manifeste surtout au niveau de la marge postérieure de l'aile postérieure. Hormis cette particularité, les ailes antérieures ressemblent de très près à celles de *Crematogaster* s. str. (fig. 7). Nous n'avons

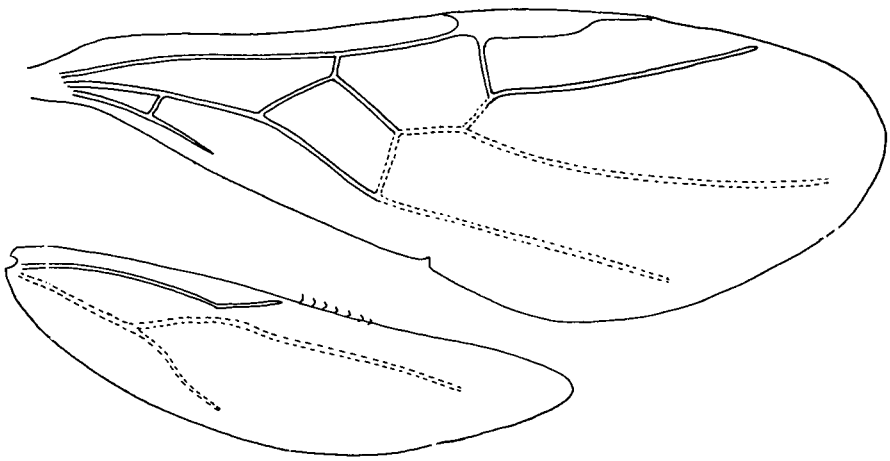


FIG. 7. — *Decacrema edentula* Sant., ailes de femelles. En pointillé, nervure au parcours perceptible, mais non sclérifié. L'aile postérieure est très simplifiée (disparition de cu-a, A et r-m).

pas vu de nervures aberrantes chez les différentes espèces étudiées. L'aile postérieure montre très généralement une certaine simplification. Nous avons représenté celle d'une femelle de *Decacrema edentula* Sant., nous y voyons la disparition de 2 nervures, cu-a et r-m. La nervure Médiane se branche sur M+CuA en un angle très ouvert; d'autre part, l'angularité au niveau du départ virtuel de r-m s'émousse considérablement au point qu'à ce niveau la nervure ne décrit plus qu'une légère courbe, et la suite de son parcours reste parallèle à la marge antérieure de l'aile. Nous avons représenté ici, en traits pleins, les nervures dont la sclérification est nette et, en pointillés, celles qui sont perceptibles uniquement par le boursouflement qu'elles produisent sur l'aile.

D. — Nematocrema

Si le schéma fondamental de l'aile reste le même, les aberrations que nous allons rencontrer maintenant seront plus fréquentes et vont porter pour la plupart sur des secteurs différents de ceux affectés jusqu'ici.

La nervure qui est la plus labile est r-m de l'aile antérieure. Chez le mâle, aussi bien que chez la femelle, nous notons une *nette tendance au raccourcissement de cette veine* au point qu'elle arrive même à disparaître complètement, et, dans ce cas, Rsf5 et Mf4 sont branchées en un même point, à la jonction de Mf3 et 2r (fig. 8 *b*). La cellule première cubitale *(Cu)* devient ainsi de forme de plus irrégulière si on la compare aux homologues des sous-genres précédents. Chez certains individus des 2 sexes on note sur Mf3 tantôt un simple bourgeon, tantôt un segment bien net (fig. 8 *a*), qui se développe vers l'intérieur de la cellule première cubitale comme pour la recouper intérieurement.

Nous avons rencontré aussi, chez un mâle de *Nematocrema stadelmanni* Mayr provenant du Gabon, une malformation affectant m-cu de l'aile antérieure. Cette nervure, dans le premier tiers de son parcours, se divise en deux, donnant naissance ainsi, avec CuA, à une nouvelle cellule jusqu'ici inconnue (fig. 8 *c*). Une malformation identique a été retrouvée chez une femelle de la même espèce, d'une autre colonie, mais cette fois à l'aile postérieure (fig. 8 *e*).

Les ailes postérieures de *Nematocrema* que nous avons étudiées ont montré une conformation normale en ce sens que r-m est présente bien que le coude de M au niveau de r-m soit complètement émoussé. La nervure anale A persiste comme un moignon très bien sclérifié, mais la nervure cu-a a presque disparu. Tout au plus peut-on deviner son départ à partir de M+CuA, par la présence d'une ombre sans relief.

Dans l'ensemble, les nervures alaires des *Nematocrema* sont très faciles à étudier, car les ailes sont le plus souvent très enfumées et les nervures sombres ont un tracé bien net.

E. — Atopogyne

Les remarques que nous avions faites chez *Nematocrema,* au sujet des nervures bordant la partie distale de la cellule première cubitale de l'aile antérieure, vont se retrouver ici.

1° *Tendance au bourgeonnement de la nervure Mf3,* surtout dans la partie proche de r-m (fig. 9 *a*).

2° *Tendance au raccourcissement de r-m,* au point que celle-ci arrive à disparaître. Par exagération de ce processus, on en arrive même à l'étirement du point de jonction Mf3, 2r, Mf4, Rsf5, si bien qu'à l'extrême il apparaît un nouveau segment entre les

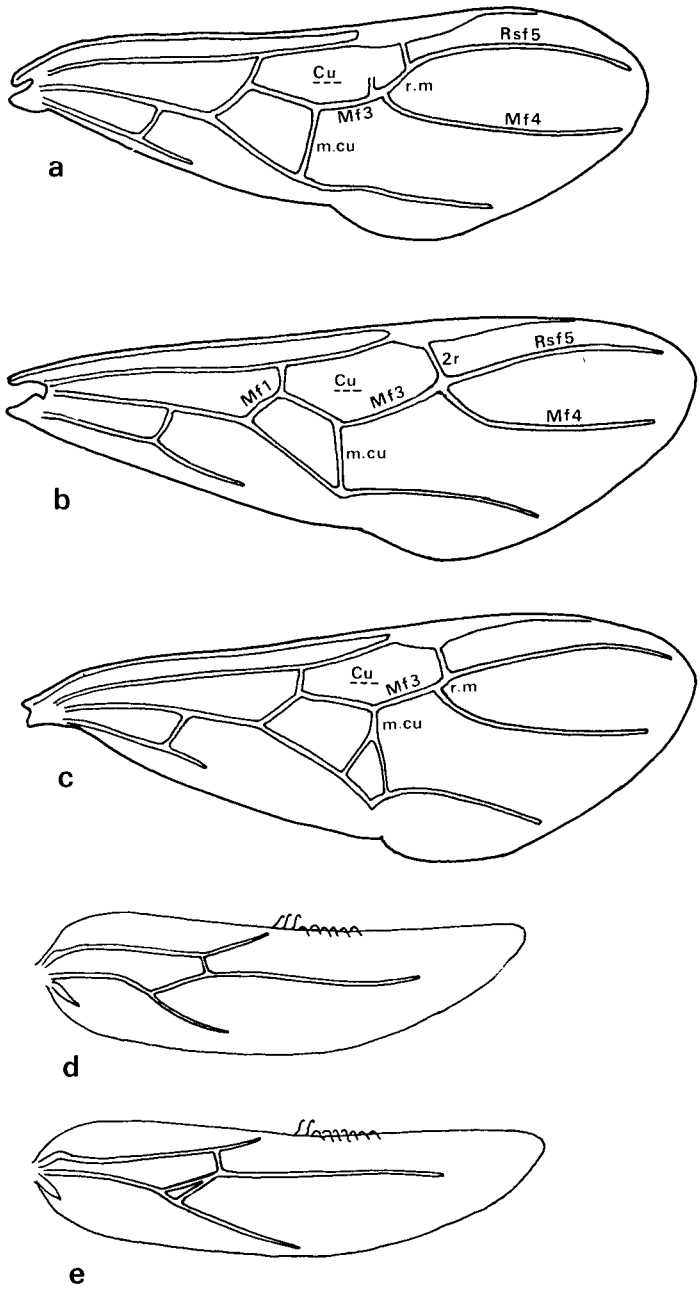


FIG. 8. — Ailes de *Nematocrema stadelmanni* Mayr.

a : aile antérieure de mâle. Remarquer le net bourgeon de Mf3 en direction de *Cu*.
b : aile antérieure de mâle, ici on note la disparition totale de r-m et l'allongement corrélatif de Mf3.
c : aile antérieure de mâle, dans ce cas c'est la nervure m-cu qui se dédouble.
a, *b* et *c* sont des animaux de la même colonie.
d et *e :* ailes postérieures. Dans tous les cas la nervure cu-a a disparu, mais r-m est généralement très bien représentée. Sur le schéma 8 *e*, remarquer la duplication de M.

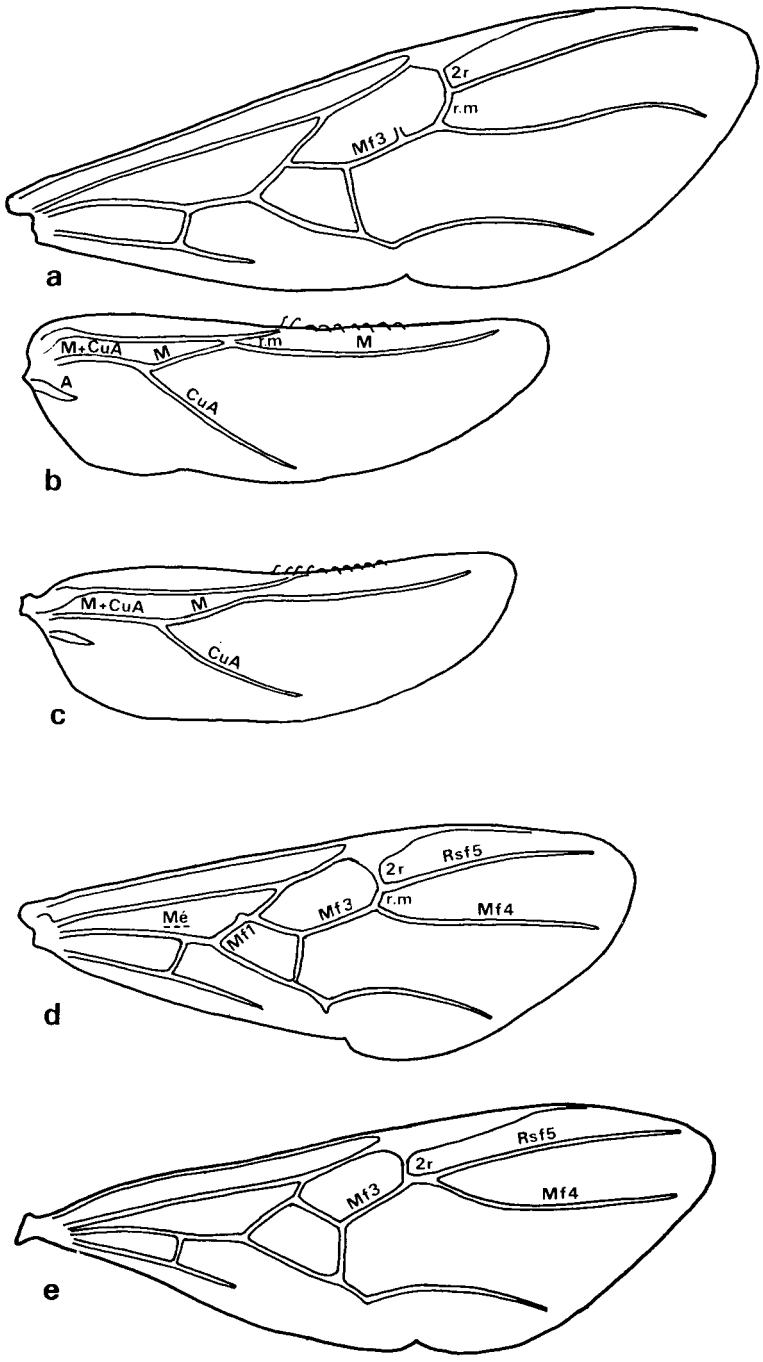

2r
r.m
Mf3
a
M+CuA
M
r.m
M
A
CuA
b
M+CuA
M
CuA
c
Rsf5
2r
Mé
Mf3
r.m
Mf4
Mf1
d
Rsf5
2r
Mf3
Mf4
e

FIG. 9.

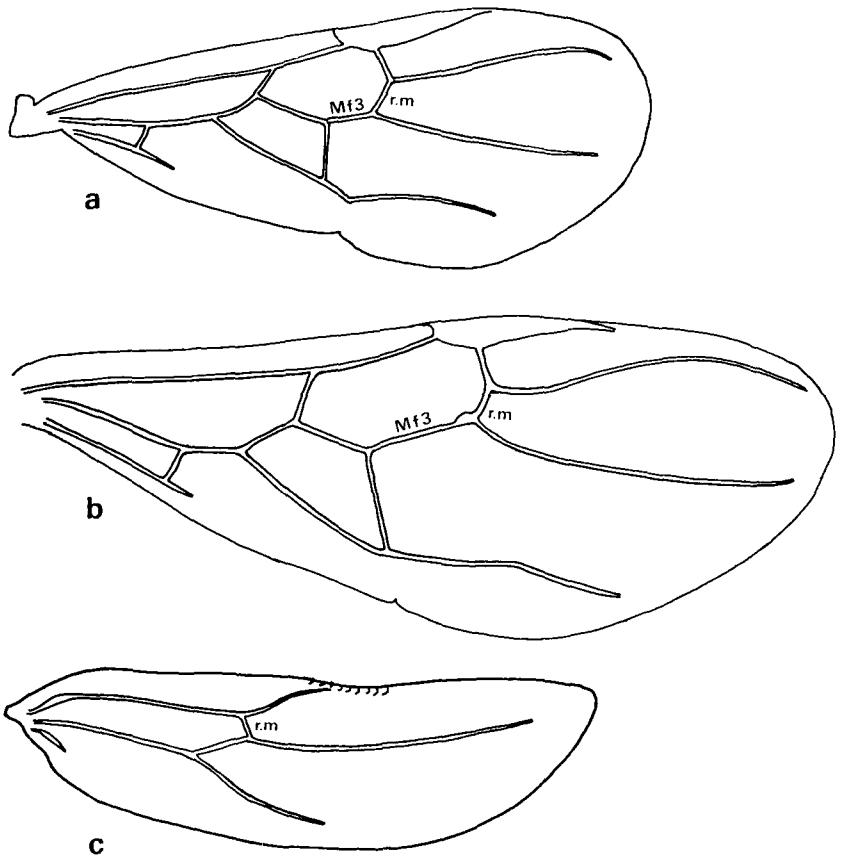


FIG. 10. — *Oxygyne.*

a : aile femelle d'une très petite espèce montrant une organisation comparable à *Decacrema,* par exemple.
b : aile antérieure d'un mâle dont la disposition des nervures rappelle l'organisation de *Nematocrema* ou *Atopogyre* en particulier, r-m est très courte, Mf3 longue au contraire et montre ici encore une tendance à bourgeonner.
c : aile postérieure de mâle, cu-a a disparu mais r-m reste présente.

FIG. 9. — Ailes de *Atopogyne depressa* Latr.

a : aile antérieure de femelle. Mf3 montre un bourgeon tendant à recouper la cellule première cubitale. Mf3 est longue, au contraire r-m est courte.
b et *c :* ailes postérieures de femelles. cu-a a toujours disparu; r-m soit existe, soit est simplement indiquée par un point de coalescence entre 2 nervures (fig. 9 *b*), soit a totalement disparu (fig. 9 *c*).
d : aile de mâle Mf1, bourgeons en direction de la cellule médiane *(Mé)*; Mf3 s'allonge au détriment de r-m.
e : aile antérieure de mâle. r-m a disparu et Mf4 et Rsf5 se sont rapprochées au point de présenter un tronc commun.

jonctions (2r, Mf3) d'une part, et (Mf4, Rsf5) d'autre part (fig. 9 *e*).

Hormis ces aberrations, nous avons trouvé chez *Atopogyne depressa* Latr. ♂, à l'aile antérieure, une courte nervure surnuméraire parallèle à 2r et allant du ptérostigma à Rsf5.

Enfin, montrons aussi (fig. 9 *d*), chez un autre mâle d'*Atopogyne depressa*, un bourgeonnement de Mf1 de l'aile antérieure en direction de la cellule médiane *(Mé)*, comme cela a déjà été vu chez *Crematogaster* s. str. et soupçonné chez *Nematocrema* (fig. 8 *b*).

A l'aile postérieure, la nervure cu-a a toujours disparu et r-m aussi dans la majorité des cas. On voit alors la nervure Médiane M être tangente à R+Sc au niveau de son deuxième coude en une zone plus sombre, relique de r-m (fig. 9 *b*). Mais il arrive aussi que la nervure Médiane M suive son cours sans atteindre la nervure supérieure, on obtient donc une architecture de l'aile postérieure particulièrement simplifiée (fig. 9 *c*).

F. — Oxygyne

Terminons notre exposé par ce sous-genre bien curieux. En général, les Fourmis que nous avons récoltées appartenant à ce groupe sont petites, les sexués sont eux-mêmes de taille très faible, les ailes ont donc tendance à ressembler au sous-genre *Decacrema*. Ainsi le prouve le schéma obtenu à partir d'un mâle d'une très petite forme non déterminée (provenance Gabon) (fig. 10 *a*). Une autre espèce récoltée aussi au Gabon, de taille légèrement plus grande, nous a révélé une organisation proche de *Atopogyne* et *Nematocrema*, en ce sens qu'on remarque une réduction plus ou moins accentuée de r-m et la tendance à l'allongement et au bourgeonnement de Mf3 (fig. 10 *b*).

L'aile postérieure (fig. 10 *c*) dessinée chez un mâle de cette deuxième espèce montre là aussi la disparition de cu-a mais la persistance de r-m.

DISCUSSION

Maintenant que nous avons parcouru la description des différents sous-genres de *Crematogaster* dont nous disposions, essayons de comprendre le sens de ces aberrations de nervures si souvent constatées.

Si nous faisons la récapitulation des malformations que nous avons observées, nous nous rendons compte qu'on peut, en gros, diviser les 6 sous-genres étudiés en 2 groupes : l'un comprendrait *Crematogaster* s. str., *Sphærocrema* et *Decacrema*, l'autre *Nematocrema, Atopogyne* et *Oxygyne*. Cette subdivision s'établit d'elle-même si l'on considère que dans le premier groupe les aberrations affectent les nervures de la partie proximale de l'aile antérieure, tandis que dans le second groupe les nervures qui montrent des malformations sont situées principalement dans la partie distale de la même aile.

En effet, les bourgeonnements des nervures que nous avons observés se distribuent ainsi :

sur
- Mf1 en direction de la cellule 1° discoïdale *(Sphærocrema)*.
- Mf1 en direction de la cellule médiane *(Crematogaster)*.
- CuA en direction de la nervure anale *(Sphærocrema)*.
- m-cu en direction de la cellule 1° discoïdale *(Sphærocrema)*.

sur
- Mf1 en direction de la cellule médiane *(Atopogyne, Nematocrema)*.
- Mf3 en direction de la cellule 1° cubitale *(Atopogyne, Nematocrema, Oxygyne)*.
- Rsf5 en direction du ptérostigma *(Atopogyne)*.
- m-cu en direction de CuA *(Nematocrema)*.
- Formation d'un segment nouveau prolongeant Mf3 *(Atopogyne)*.

Les bourgeonnements de Mf1 et m-cu dans le second groupe sont rares; en revanche, une zone qui est fréquemment bouleversée est celle située sous le ptérostigma à la partie distale de Mf3. Comme nous pouvons le constater, ce secteur là n'est jamais malformé chez les Fourmis du premier groupe.

Quelle est la signification possible de ces différents bourgeons qui apparaissent çà et là sur les nervures ? En nous rapportant à l'étude de BROWN et NUTTING, nous voyons qu'une des premières transformations à apparaître phylogéniquement est le décalage entre Mf1 et cu-a; chez les formes primitives ces deux nervures étant dans le prolongement l'une de l'autre.

Nous constatons d'une manière générale que la distance sur M+CuA, séparant cu-a et Mf1 est assez grande. Cependant, chez *Sphærocrema* (fig. 4 *d*) nous avons noté la réapparition de ce caractère archaïque que constitue l'alignement cu-a - Mf1. Nous ne l'avons trouvé que là.

Un caractère qui nous semble aussi relativement primitif est la grande dimension de r-m chez les Fourmis du premier groupe. Au sein des *Crematogaster,* l'évolution de cette nervure rappelle ce qui se passe à une plus grande échelle dans l'ensemble des Fourmis. Chez les formes les moins évoluées *(Sphærocrema, Crematogaster),* cette nervure est la plupart du temps aussi longue que Mf3, sinon plus longue dans quelques cas (fig. 5). Au contraire, chez *Nematocrema, Atopogyne, Oxygyne,* elle est constamment plus courte et parfois complètement inexistante. L'effacement de r-m va même jusqu'à engendrer une situation nouvelle dans laquelle Rsf5 et Mf4 sont confondues sur une petite partie de leur trajet. Chez ces espèces très évoluées, nous retrouvons alors un schéma identique à celui qu'on rencontre dans des genres tout différents, le genre *Lasius* par exemple, appartenant à la sous-famille des *Formicinae* (fig. 2 *e*).

Cette évolution de la nervure r-m apparaît assez tardivement dans le tableau phylogénique des Fourmis, il est curieux de constater qu'à l'intérieur même d'un seul genre, *Crematogaster,* on retrouve à une moindre échelle une récapitulation de cette évolution.

Le travail de BROWN et NUTTING nous a appris aussi comment se transforment et disparaissent les nervures Rsf2 et Rsf3 depuis *Platythyrea* jusqu'aux myrmicines telles que *Myrmica* ou *Pogonomyrmex.* Chez *Crematogaster,* ces veines ont complètement disparu. Cependant, il semble permis de penser que les bourgeons portés sur Rs+Sc *(Sphærocrema gambiensis)* et Mf3 *(Atopogyne, Nematocrema, Oxygyne)* en sont des réminiscences. Dans le premier cas ce serait une réapparition de Rsf2, dans le second de Rsf3. Bien sûr, il faut constater que ces bourgeons portés par Mf3 ne correspondent pas à l'emplacement de l'insertion normale de Rsf3, cette nervure en effet devrait se brancher en haut de r-m, à sa jonction avec 2r. Ce déplacement peut s'interpréter en considérant que la zone de disparition de Rsf3 est en complet bouleversement évolutif, donc instable. Et par là même on peut aussi comprendre la nervure surnuméraire parallèle à 2r observée chez *Atopogyne.*

Chez les *Crematogaster* inférieures cette portion de l'aile ne présente pas d'anomalies, comme si elle n'était pas encore affectée par les changements évolutifs; au contraire, chez les espèces les plus évoluées, la variabilité de r-m, jointe à ces bourgeonnements, montre que cette partie de l'aile

est en cours de remaniement. Cette tendance à la disparition de r-m se retrouve aussi sur l'aile postérieure — disparition sporadique dans le premier groupe, constante dans le second.

En revanche, on pourrait dire que les nervures de la base de l'aile ont encore des réminiscences des états évolutifs antérieurs chez les *Crematogaster* inférieures, alors que chez les autres cette zone a définitivement perdu sa sensibilité pour d'éventuelles poussées de nervures. L'alignement de Mf1 - cu-a chez *Sphærocrema* (fig. 4 *d*) est la preuve de ces rappels, mais aussi peut être les bourgeonnements issus de M+CuA (fig. 4 *b* et 5 *c*). La signification de ce départ de nervure n'est pas claire, nous pensons qu'on doit l'interpréter ici encore comme la simple matérialisation d'une zone d'instabilité. Enfin, notons que la nervure cu-a de l'aile postérieure est présente régulièrement chez *Crematogaster* et *Sphærocrema*, bien que non sclérifiée elle est nettement perceptible. Chez *Decacrema* nous ne l'avons pas identifiée, mais il faut penser que ces Fourmis sont très petites et la réduction de cette nervure est ici concomitante d'un affaiblissement général de la nervation lié à la petitesse. Chez les formes supérieures nous avons souvent des espèces nettement plus grandes que dans les sous-genres précédents, leurs ailes sont bien sclérifiées, et malgré cela la nervure cu-a a régulièrement disparu. Bien que les départs de nervures que nous observons çà et là chez quelques individus ne soient pas rigoureusement homologables à certaines veines disparues au cours de l'évolution, on peut cependant faire un rapprochement entre elles et l'existence d'un territoire où se sont produites au préalable d'importantes modifications. Toutefois, il y a une zone de l'aile où la signification des bourgeonnements de nervures est pour nous des plus obscures : nous pensons à ceux qui affectent les nervures Mf1 et m-cu. Ni les bourgeons de Mf1 dirigés vers la cellule Médiane, ni ceux de Mf1 et m-cu tendant à pénétrer la première discoïdale, ne peuvent trouver d'homologie chez d'autres Fourmis. A ces emplacements, aucune nervure n'a disparu et il n'y a point eu de modifications essentielles dans la nervation. Sans doute faut-il voir là une néoformation propre au genre *Crematogaster*, néoformation se retrouvant chez toutes les formes, des plus simples aux plus évoluées, elle serait ainsi caractéristique du genre. En l'absence, chez d'autres Fourmis, de toute étude semblable à celle que nous venons de faire, nous manquons d'éléments de comparaison, qui permettraient peut-être d'aller plus avant dans la compréhension de l'aile des Fourmis, toutefois il semble clair qu'une analyse méthodique de manifestations en apparence anarchiques permet de discerner des lois générales, insoupçonnables au premier abord.

Ainsi l'étude de l'aile de *Crematogaster* d'Afrique nous a permis de séparer les espèces étudiées en deux blocs aux affinités différentes. Le sous-genre *Decacrema* s'individualise par un nombre d'articles réduits aux antennes. Cependant, le pétiole généralement sillonné le rapproche du sous-genre *Crematogaster*, s. str., les mœurs (habitat dans les tiges creuses des plantes) rappellent *Crematogaster* aussi bien que *Sphærocrema*, il n'y a donc rien d'étonnant que la structure de l'aile aide encore au regroupement de ces trois sous-genres, mais il est utile de le constater.

Par ailleurs, les trois autres groupes *Nematocrema, Atopogyne, Oxygyne* présentent de leur côté de réelles parentés. Notons en particulier la construction fréquente de beaux nids de carton et la tendance à la modification des mandibules de la reine. En effet, chez *Nematocrema* et *Oxygyne*, les reines ont des mandibules falciformes témoins de mœurs parasitaires. Chez *Atopogyne*, l'espèce très vulgaire *At. depressa*

Latr. a des reines aux mandibules d'une forme intermédiaire. La nature du parasitisme de ces Fourmis serait à discuter. D'après nos observations, nous pensons que *Oxygyne* peut être dans certains cas un véritable parasite social. Cependant, nous estimons que dans certains cas la construction par les ouvrières *Oxygyne*, d'un carton extrêmement caractéristique, tant par sa composition que par son aspect, exclut d'elle-même la possibilité d'un parasitisme de la reine à l'égard d'autres espèces arboricoles. Dans ces cas là, la reine ne serait parasite que de ses propres filles. Chez certaines espèces on peut observer que les ouvrières construisent des nids de carton secondaires à quelque distance du nid mère, elles y apportent au bout d'un certain temps du couvain. Ce n'est que plus tard, lorsque le nid est assez gros qu'on y trouve des reines, récupérées vraisemblablement à la suite d'un essaimage du nid mère ou d'un autre nid voisin. Les reines ayant perdu la faculté de fonder seules la colonie, leurs mandibules ont pu évoluer vers une forme typique du parasitisme, mais dans ce cas c'est parce qu'elles sont entièrement tributaires de leurs filles.

Pour en revenir à la nervation, nous avons constaté la ressemblance qui existe entre *Nematocrema* et *Atopogyne*. *Oxygyne* montre des structures appartenant aux deux groupes, tantôt ailes très généralisées de *Crematogaster* inférieure, tantôt bourgeons alaires sur Mf3 et r-m très réduite à la manière *Atopogyne-Nematocrema*. Les ailes, très simples, sont le fait des plus petites espèces qui rejoignent ainsi la structure des *Decacrema* (toujours petites elles aussi). La contradiction apparente qui semble exister au sein de ce sous-genre est donc en fait toute superficielle, la diminution de la taille générale des animaux entraînant une régression des pressions sélectives pesant sur la nervation au profit d'un accroissement de leur pilosité.

On peut se demander maintenant quelle est la signification de cette variabilité de la nervation, lorsqu'on envisage la dynamique de vol des Fourmis.

Si nous considérons les plus petites espèces, celles dont les ailes sont les moins sclérifiées, il apparaît très clairement que certaines nervures ont une importance prépondérante dont la valeur est attestée justement par leur bonne sclérification. Un certain nombre d'autres nervures, au contraire, n'ont qu'un rôle réduit qui se traduit par leur tendance à l'effacement.

Chez *Oxygyne, Decacrema,* les nervures Mf1, RsC (portion distale surtout), 2r, Rs+M, Rsf5, M+CuA sont les mieux armées. Une observation attentive révèle les mêmes dispositions dans les autres sous-genres. Toutefois, c'est chez les premières qu'elles se montrent avec le plus d'éclat. Ces nervures ainsi sclérifiées matérialisent les lignes de soutien nécessaires lors du battement des ailes pendant le vol. Nous pensons, à partir de là, comprendre certaines des modifications observées. En effet, la nervure Mf4, particulièrement claire et molle chez les petites espèces, n'a pas de rôle très important à jouer. Elle peut donc soit disparaître, soit se déplacer. C'est la deuxième possibilité que nous constatons chez *Atopogyne, Nematocrema, Oxygyne* (grandes espèces). Cela se produit à la fois par la disparition de r-m et par rapprochement de Mf4 vers Rsf5, comme pour venir la renforcer.

Et même, rappelons-nous un cas *(Atopogyne;* fig. 9 *e*) ou un début de fusion de ces deux veines est réalisé. Cette évolution conduit par convergence à une morphologie comparable à celle que nous trouvons chez certaines *Formicinæ,* telles que *Camponotus, Opisthopsis* et surtout *Lasius* (fig. 2 *k* et *l*). En même temps que Mf4 remonte vers le bord antérieur de l'aile, nous remarquons que Rsf5 est affectée du même mouvement. De plus, cette nervure

tend à se déplacer parallèlement à la marge antérieure de l'aile et à se prolonger jusqu'à sa pointe, constituant ainsi un axe de soutien très efficace.

Corrélativement à la disparition de r-m et au déplacement de Mf4 on assiste à l'allongement de la cellule cubitale. Nous avons déjà signalé que, dans les formes inférieures de *Crematogaster*, cette cellule est beaucoup plus régulière. Par suite de cet allongement de la cellule, on observe une tendance à

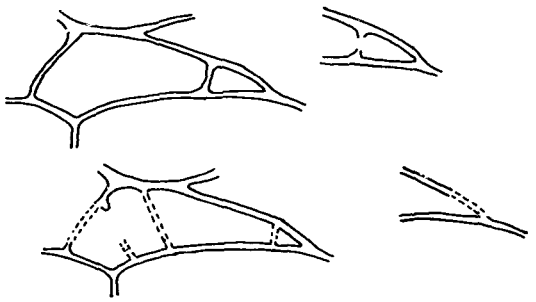


FIG. 11. — D'après J. LOUIS (1970), différents aspects de la deuxième cellule radiomédiane chez *Apis mellifica*. Tendance au recoupement de cette cellule par bourgeonnement intérieur des veines qui la délimitent.

son recoupement, comme pour la consolider. La nécessité de renforcer cette zone de l'aile est démontrée par les bourgeonnements fréquents de Mf3 et par la cellule surnuméraire observée chez *Atopogyne*, entre le ptérostigma et Rsf5. Ainsi, la disparition de Rsf2 et Rsf3 a eu lieu dans une zone restée sensible à de nouvelles poussées de nervures. Et nous comprenons pourquoi, mécaniquement, les bourgeonnements de Mf3 ne sont pas justifiés chez les espèces de *Crematogaster* présentant une cellule première discoïdale en ellipse peu allongée. Cette tendance au recoupement de la cellule première discoïdale a son équivalent chez d'autres hyménoptères et en particulier chez *Apis mellifica*. L'Abeille domestique présente, elle, 3 cellules sous le ptérostigma (cellules radio-médianes; J. LOUIS, 1970; fig. 11). L'une d'elle, la cellule du milieu, montre parfois des signes de subdivision, allant même jusqu'à la formation d'une véritable quatrième cellule. L'auteur (J. LOUIS), qui a étudié ces aberrations, estime lui aussi que ce recoupement est à mettre en relation avec la nécessité d'un renforcement de l'armature à ce niveau.

Ainsi les malformations que l'on constate assez fréquemment chez les *Crematogaster* les plus évoluées correspondraient à un essai de réajustement des structures de l'aile pour une amélioration de ses propriétés mécaniques, bien que cet organe soit d'une utilisation vraiment minime dans la vie des individus qui en sont dotés. Malheureusement, ces manifestations biologiques ne sont guère favorables aux systématiciens, bien qu'elles permettent quand même, comme nous l'avons vu, certains rapprochements phylogéniques.

RÉFÉRENCES

BROWN Jr. (W. L.), 1950. — Morphological, taxonomy and other notes on ants. *Wasmann J. Biol. San Francisco, 8,* 241-250.

BROWN Jr. (W. L.) et NUTTING (W. L.), 1950. — Wing venation and the phylogeny of the *Formicidæ (Hymenoptera). Trans. Amer. ent. soc. Philadelphia, 75,* 113-132.

EMERY (C.), 1910-1925. — *Formicidæ* in P. WYSTSMANN : *Genera Insectorum,* fasc. 102, 118, 137, 174, 183. — 1913. La nervulation de l'aile antérieure des Formicides. *Rev. Zool.,* 577-587.

LOUIS (J.), 1970, 1971, 1972. — Etudes sur les ailes des Hyménoptères. *Apidologie,* 1970, *1,* 158-179; *1,* 272-309; *1,* 352-375; 1971, *2,* 68-99; *2,* 248-259; 1972, *3,* 6-35; *3,* 204-235.

WHEELER (W. M.), 1908. — « Ants : their structure, development and behavior ». *Columbia Univ. Press N.Y.* (réimpression 1960).